

植物耐虫性研究进展

陈建明¹, 俞晓平¹, 程家安², 郑许松¹, 徐红星¹, 吕仲贤¹, 张珏锋¹, 陈列忠¹

(1. 浙江省农业科学院植物保护与微生物研究所, 杭州 310021; 2. 浙江大学应用昆虫学研究所, 杭州 310029)

摘要: 本文简要介绍了植物耐虫性的含义、发生范围、耐虫性的进化过程和遗传特性、耐虫性机理以及影响植物耐虫性表达的非生物和生物因子。植物耐虫性机理的研究涉及光合作用能力变化、同化产物的再分配、内源激素的变化、休眠分生组织的激活和补偿生长、储藏器官的利用、植物物候学和植株株型结构的变化等。研究表明, 植物受害后光合作用强度的变化与其耐虫性没有相关性, 有些耐虫植物受害后光合作用能力增加, 有些植物光合作用强度无明显影响或者下降较少; 害虫取食为害可促进耐虫植物的同化产物得到最大程度利用, 能激活耐虫植物的休眠分生组织, 产生超补偿作用; 耐虫植物受害部位细胞分裂素含量显著升高; 虫害引起物候学变化小的植物具有较强的耐虫性; 植物的冠层结构、叶形态、根茎比、茎蘖数等植株株型变化与耐虫性有关。影响植物耐虫性表达的因子主要有温度、大气 CO₂ 浓度、土壤营养水平、农用化学物质、植株年龄、害虫分布类型和取食方式、植物共生生物等。不同植物在相同温度下对同一种害虫的耐害性差异大, 其主要原因可能是由于温度的变化引起同化产物的分配和再分配以及气孔关闭对气体交换和光合作用能力的影响; 生长在高 CO₂ 含量大气中的植物, 对害虫的为害有较强耐受性。土壤营养水平对植物耐虫性表达的影响大于温度, 增施磷、钾肥可增加植物的耐虫性。聚集分布型害虫为害对植物造成的损失大于随机分布型和均匀分布型害虫, 害虫的取食方式、传粉昆虫的活动、植物内生真菌和菌根真菌的感染均影响到植物耐虫性的表达水平。文中最后讨论了植物耐虫性在害虫综合治理中的重要性及应用前景。

关键词: 植物; 植物-昆虫相互作用; 虫害; 耐虫性; 补偿作用; 机理

中图分类号: Q968 **文献标识码:** A **文章编号:** 0454-6296(2005)02-0262-11

Plant tolerance against insect pests and its mechanisms

CHEN Jian-Ming¹, YU Xiao-Ping¹, CHENG Jia-An², ZHENG Xu-Song¹, XU Hong-Xing¹, LU Zhong-Xian¹, ZHANG Jue-Feng¹, CHEN Lie-Zhong¹ (1. Institute of Plant Protection and Microbiology, Zhejiang Academy of Agricultural Sciences, Hangzhou 310021, China; 2. Institute of Applied Entomology, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China)

Abstract: The paper reviewed meanings, examples, evolution and genetic traits of plant tolerance against insect pests and its potential mechanisms, as well as abiotic and biotic factors affecting expression of plant tolerance. Potential mechanisms of tolerance including photosynthetic activity, reallocation of available assimilates, change in inner hormone, compensatory growth and activation of dormant meristems, utilization of stored reserves, and changes in plant phenology and plant architecture after the damage. It has been found that there is no direct relationship between photosynthetic activity change of plants after insect pest damage and its tolerance: for some plants the photosynthetic activity is increased, some unaffected, or even reduced. After damage, assimilates of tolerant plants are utilized to the greatest extent, dormant meristems is activated and overcompensation is induced. Insect damage induces a significantly increased supply of leaf cytokinins or root-derived cytokinins in damage place of tolerant plants. Less change in plant phenology may be one of the more widespread mechanisms of tolerance. Plant size, leaf morphology, root-shoot ratios, stem number and so on are related to its tolerance. Main factors affecting tolerance expression are temperature, global CO₂ levels, soil nutrient available levels, agrochemicals, plant ages, distribution type and feeding strategies of insects, plant mutualisms, pollinators, endophytic fungi, mycorrhizal fungi and facilitating plants. Under different temperatures the same plants may have different tolerance to the same pest species. The main cause is that change of temperature results in

基金项目: 浙江省自然科学基金(301238); 浙江省自然科学基金青年人才专项(RC97018); 中华农业科教人才基金(99-03-A-6)

作者简介: 陈建明, 男, 1963年生, 浙江天台人, 博士, 副研究员, 主要从事水稻有害生物综合治理、品种抗性评价及抗虫机理研究, E-mail: chenjm63@yahoo.com.cn

收稿日期 Received: 2004-07-09; **接受日期** Accepted: 2005-02-24

allocation and reallocation of available assimilates and effects of spiracle closing on gas exchange and photosynthetic ability. Plants grown in high CO₂ concentration has stronger tolerance. Soil nutrient level has stronger effects on plant tolerance expression than temperature. High concentration of phosphorus and potassium increases tolerance level. The distribution type of insects within a field can affect plant compensation for damage, and feeding pattern of insects, pollinator movement, infection of endophytic fungi and mycorrhizal fungi can also influence plant tolerance. The importance and application prospects of plant tolerance in integrated pest management were also discussed.

Key words: Plant ; plant-insect interaction ; insect damage ; tolerance ; compensation ; mechanisms

植物与害虫的相互关系是长期协同进化过程中逐步形成的,植物在其生活史中,经常受到各种不良环境因素的胁迫,如:干旱、大风、霜冻、病虫害、动物的采食与践踏等。在环境胁迫解除之后,植物将逐渐恢复其生长,减轻或消除灾害所带来的不利影响。Chapin III (1991)认为植物具有一个对所有胁迫发生反应的中心系统,该系统是由激素传递并起到平衡植物体内养分、水分、碳营养和激素的功能。在不同环境中,不同种类植物从不同水平(个体、群体)、不同生长阶段都表现出不同的补偿生长反应,包括超补偿(overcompensation)、等量补偿(equal compensation)、不足补偿(undercompensation)。

在自然生态系统中,植物忍受环境胁迫后的补偿性生长表现在适合度(fitness)上,而在农田生态系统中,人们更多关心的是经济产量而不是适合度(Trumble *et al.*, 1993)。在害虫取食为害压力下,植物发生各种应急反应,其中耐性和补偿现象受到人们极大的关注(李跃强和盛承发, 1996; Strauss and Agrawal, 1999; Agrawal, 2000; Tiffin, 2000a; Fornoni and Nunez-Farfan *et al.*, 2003; Frei *et al.*, 2004)。

1 植物耐虫性的含义

植物耐虫性(tolerance)是植物凭借其生长、繁殖机能健壮,在受到与感虫品种上相同数量害虫的为害时,表现出具有忍受或补偿的能力(Simms, 2000)。耐虫性不同于忌避性(antixenosis)和抗生性(antibiosis),耐虫性反映的是在害虫为害后植物能够再生长和再繁殖的能力(Strauss and Agrawal, 1999; Simms, 2000)。忌避性是植物抗虫性的一种类型,指害虫拒绝在不适合的植物上产卵、取食和栖息;抗生性则指害虫因某种植物产生对它有害的次生代谢物而不再为害该种植物的现象(全国科学技术名词审定委员会, 2001),抗生性易对害虫产生选择,从而导致害虫新的生物型或生理适应型出现。

经常与耐害性一起使用的名词是补偿作用

(compensation),所谓补偿作用是指植物表现出的耐虫性程度。如果受害植株与正常植株有相同的适合度,那么这类植物就具有等量补偿一定虫害水平(图 1:D)的能力(图 1:C),如果受害植株的适合度大于正常植株,则植株对一定虫害水平有超补偿能力(图 1:A),如果受害植株的适合度小于正常植株,那么植株对一定虫害水平没有足够的补偿能力(图 1:B)。

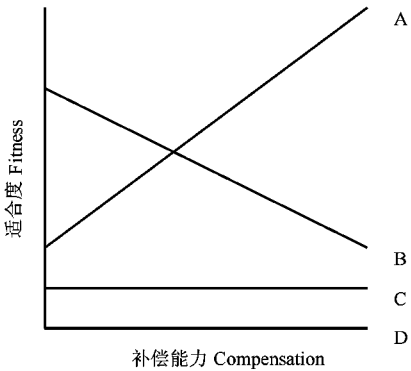


图 1 植物对虫害的耐受性与补偿能力的关系 (据 Strauss 和 Agrawal, 1999 修改)

Fig. 1 Relationship of plant tolerance to insect damage and its compensation (Adapted from Strauss and Agrawal, 1999)

A: 超补偿 Overcompensation; B: 不足补偿 Undercompensation; C: 等量补偿 Equal compensation; D: 虫害水平 Insect damage level.

2 植物耐虫性的发生范围

植物对虫害的耐受性研究早在上世纪 30 年代中期就已开始,当时人们首先注意到高粱对美洲谷长蝽 *Blissus leucopteros* 具有耐虫性,随后评价了大麦耐虫品种对麦二叉蚜 *Schizaphis graminum* 为害的反应(Smith, 1993)。目前许多国家正在开展植物耐虫性的研究和选育耐虫作物品种的工作,现已发现和培育出包括粮、棉、油、果、蔬、茶、饲料等作物在内的范围广泛的耐虫品种(表 1)。

表 1 主要农作物对害虫耐害性研究概况

Table 1 Examples of the tolerance of main crops to insect pest damages

植物 Plants	害虫(螨)Pests	耐害水平或补偿能力 Tolerance level or compensatory ability	资料来源 Reference cited
水稻 Rice	褐飞虱 <i>Nilaparvata lugens</i>	稻株生物量(产量) plant biomass (yield), 害虫种群发展 insect population development	Rubia <i>et al.</i> , 1999 ; 陈建明等, 2003a ; Cohen <i>et al.</i> , 1997
	白背飞虱 <i>Sogatella furcifera</i>	害虫蜜露量 insect dew amount, 若虫历期 nymphal duration, 稻株生物量 plant biomass	刘光杰等, 1999 ; 陈建明等, 2003b
	二化螟 <i>Chilo suppressalis</i>	水稻产量 yield, 稻株分蘖 plant tiller, 枯鞘 dead sheath, 枯心数 numbers of dead heart	刘光杰等, 1998 ; 程忠方等, 1999
	三化螟 <i>Scirpophaga incertulas</i>	稻株分蘖 plant tiller, 枯鞘 dead sheath, 枯心数 number of dead heart	Rubia <i>et al.</i> , 1996
	稻水象甲 <i>Lissorhoptrus oryzophilus</i> Kuschel	水稻产量 yield, 根系受害率 root damage ratio, 根生物量 root biomass	N'guessan <i>et al.</i> , 1994 ; Stout <i>et al.</i> , 2002
小麦 Wheat	麦双尾蚜 <i>Diuraphis noxia</i>	产量 yield	张润志等, 1999
	灰翅麦茎蜂 <i>Cephus fumipennis</i>	单株穗粒重 grain weight per plant	赵利敏等, 1997
	禾谷缢管蚜 <i>Rhopalosiphum padi</i>	千粒重 1 000-grain weight, 产量 yield	Papp and Mesterhazy, 1993
大麦 Barley	麦二叉蚜 <i>Schizaphis graminum</i>	植株受害率 plant damage ratio	Webster and Porter, 2000
	禾谷缢管蚜 <i>Rhopalosiphum padi</i>	植株存活率 plant survival ration	Kral <i>et al.</i> , 1993
玉米 Maize	欧洲玉米螟 <i>Ostrinia nubilalis</i>	植株生长 plant growth, 产量 yield	Panouille <i>et al.</i> , 1998
高粱 Sorghum	玉米禾螟 <i>Chilo partellus</i>	产量 yield	Singh <i>et al.</i> , 2000
棉花 Cotton	美国牧草盲蝽 <i>Lygus pratensis</i>	产量 yield	冯成玉和何桂忠, 1995
	棉铃虫 <i>Helicoverpa armigera</i>	植株生长 plant growth	李跃强等, 2003
蚕豆 Bean	南美斑潜蝇 <i>Liriomyza huidobrensis</i>	植株受害率 plant damage rate	王继萍等, 1998
青花菜 Broccoli	甘蓝种蝇 <i>Hylemya brassicae</i>	植株存活率 plant survival rate	Tyoti <i>et al.</i> , 2001
菜豆 Common bean	棕榈蓟马 <i>Thrips palmi</i> Karny	害虫种群 insect population, 产量 yield	Frei <i>et al.</i> , 2004
板栗 Chinese chestnut	剪枝栎实象 <i>Cyllorhynchites ursulus</i>	单株产量 yield per plant	梁修山等, 2004
苜蓿 Alfalfa	蚕豆微叶蝉 <i>Empoasca fabae</i>	苜蓿干物质质量 alfalfa dry matter, 茎长度 stem length, 茎节数 number of nodes	Lefko <i>et al.</i> , 2000

3 植物耐虫性的进化

植物在其生活史中,经常受到害虫的为害,在水分、营养条件较好时,受害植物可迅速恢复生长,这是植物的一种耐害策略。在长期的演化过程中,植物与害虫之间形成了一种协同进化的关系。通过自然选择,如果影响植物适合度的遗传发生变异,那么植物的耐虫性就进化。用遗传上相关的植物(品系或科)和这些植物对害虫反应之间的统计学方法可

以监测到这种遗传变异性(Simms and Triplett, 1994)。

盛承发(1990)提出植物生长冗余的概念,并认为植物在株高、叶面积、分枝(或分蘖)数、繁殖器官数量、生育期长度及生物产量对经济产量的比值等方面存在着大量生长冗余。这种生长冗余本身是植物适应环境波动的一种生态对策,是在长期适应环境的进化过程中逐渐形成的,并以遗传信息保存下来,构成其理想生态位的一部分,使后代在未来的随机环境(现实生态位)中获得最大存活和繁衍的机

会,减少绝种的风险。但当环境条件改善或经人类支持和保护后,植物这种固有的冗余特性变成了一种浪费和负担,反而对植物高产不利。从自然选择和进化的角度来看,如果某种生命形态在能量和时间的利用上是奢侈浪费的,就很难想象在剧烈的生存环境中取胜并保持至今。害虫的取食为害便起到了植物修剪器的作用,减少了植物的冗余部分,使植物表现出超补偿作用。

人们也提出一些模型解释植物耐虫性的进化过程,如:1)解释植物分生组织伤害后超补偿作用进化的资源再分配模型(Simmons and Johnston, 1999); 2)预测耐虫性进化的系谱选择模型(Simmons and Johnston, 1999); 3)耐虫性和抗虫性协同进化模型(Tiffin, 2000b)。目前,植物耐虫性的进化研究虽取得一定进展,但仍有许多问题有待于解决,如:1)植物中哪种耐虫特性耐受害虫为害? 2)植物抗虫性和耐虫性之间有界线吗? 3)环境因子变化能限制植物耐虫性的进化吗? 4)在植物耐虫性进化过程中个体发育的制约起什么作用?

4 植物耐虫性的遗传特性

有关植物耐虫性遗传方面的研究至今仍很少。曾有研究发现,甜瓜耐棉花棉蚜性状的遗传性很复杂,棉花耐美国牧草盲蝽抗性基因作用的证据,但没有检测到任何显性和上位基因的影响作用(Smith, 1993)。水稻品种 Utri Rajapan 对褐飞虱的耐虫性是由多基因调节的数量遗传性状(Panda and Heinrichs, 1983),而且水稻品种 Utri Rajapan 和 Triveni 对褐飞虱的耐害性受两个独立分离的隐性基因控制(Velusamy *et al.*, 1987)。水稻对褐飞虱的耐害性遗传来自无核染色体,耐虫品种中胞质含量丰富(Rao, 1993)。水稻对三化螟的耐害性由 3 个主基因和 1 个主抑制因子控制,进一步发现控制耐虫性的一个基因与控制稻株生长习性的基因有关,也与控制水稻成熟期的基因有关(Prasad *et al.*, 1984)。研究也表明,在同一自然种群中植物耐虫性的遗传变异显著(Strauss and Agrawal, 1999; Juenger and Bergelson, 2000; Stowe *et al.*, 2000),但很少发现不同自然种群之间植物耐虫性的遗传差异(Juenger and Bergelson, 2000; Fornoni and Nunez-Farfan, 2003)。目前对植物耐虫性的遗传知识了解不多,没有阐明耐虫性的遗传机制。

5 植物耐虫性机理

植物耐虫性在植物与害虫之间的进化和生态平衡中起着重要作用。耐虫特性的确定有利于解决许多耐虫品种在进化过程和生态学上的重要问题。对植物耐虫性机理的理解有助于设计更加正确和完善的实验来评价害虫与其它因子对植物的作用,有助于更深入理解害虫对植物生理和形态上的选择性,有助于区分限制植物耐虫性表达的环境因子。

5.1 光合作用能力的变化

目前,植物耐虫性机理研究最多的是植物受害后光合作用能力的变化(俞晓平等, 1990, 1993; Strauss and Agrawal, 1999; 陈建明等, 2000, 2003c; 李跃强等, 2003; Thompson *et al.*, 2003)。光合作用是植物绿色组织的基本功能,任何外界条件的改变均会影响植物光合作用的进程或光合作用强度。植物光合作用能力经常处于最大状态,受害虫取食为害后,叶片光合作用能力发生变化。光合作用形成同化产物的光合容量包括叶面积大小、光合速率和光合作用的持续时间三部分组成。补偿光合作用是植物对害虫为害后产生的生理反应。然而,光合作用速率的增加并不是植物对害虫取食为害后的普遍现象,有些植物在害虫为害后光合作用不受影响,有些植物下降,也有植物受害后光合作用的增加与其耐虫性没有相关性(Tiffin, 2000a),如潜叶性害虫、刺吸式害虫(飞虱、叶蝉、蚜虫等)中,耐虫品种受害后光合作用能力没有受到明显影响或者下降较少(俞晓平等, 1993; 陈建明等, 2003c)。光合作用增加仅是植物对害虫危害后的一种反应。

耐虫品种水稻植株受白背飞虱(俞晓平等, 1990; 陈建明等, 2000, 2003c)、褐飞虱(Rubia *et al.*, 1999)为害后,基本保持正常的光合作用强度,其主要原因是叶绿素未遭受明显破坏。棉花植株遭受棉蚜刺吸胁迫后,未受害部分叶片的光合作用速率可提高 54.5%。导致植物光合作用能力增强的内在机制是:首先是减少了叶片吸收 CO_2 的细胞间阻力(R_m),导致光合产物的量减少并很快被利用掉,因而底物堆积 R_m 减少。其次是现存的或新生器官对现存光合作用器官叶片造成生理拉力,使底物堆积的可能性或堆积量减少,更进一步减少了 R_m 。再次是降低气孔扩散阻力(R_s)。还可能与叶片中的 1,5-二磷酸核酮糖羧化酶活性提高有关(李跃强等, 1996)。

5.2 同化产物的再分配

植物合成的同化产物只有在体内进行合理分配时才能保证正常生命活动的完成。在正常情况下,叶片合成的同化产物分配去向有:1) 叶片生长所需;2) 贮存于叶片中的细胞库;3) 外运到其他叶、茎、根或果实。同化产物的分配受到植物体内源—库关系的调节。代谢库—植物生长的代谢中心(运集中心),对调节同化产物的运转方向具有决定性意义。在害虫取食后植物恢复再生长和产生新组织是以其它组织的生长或代谢中心为代价的组织替换,害虫取食改变了同化产物的代谢中心,进而改变和调节植物体内有机同化产物的分配去向。适时、适度和适量的害虫取食可促进同化产物的合理运转,使体内有限的同化产物得到最大程度的利用,从而产生超越补偿现象(李跃强和盛承发,1996)。我们在研究水稻品种对白背飞虱的耐虫性机理时发现,在白背飞虱刺吸植株叶鞘 24 小时后,强耐虫品种 N22 的叶片光合产物向标记叶以外的其他部位转移率比未受害植株少 5.15%,也就是说标记部位叶片的光合产物滞留量增加了 5.15%。而感虫品种 TN1 的标记部位叶片光合产物滞留量增加了 13.31%,这说明耐虫性强的品种受害后叶片光合产物向叶鞘、茎、分蘖和根等部位的转移量明显多于感虫品种(陈建明等,2003c)。

5.3 内源激素的变化

害虫取食为害影响植物体内的激素平衡,使植物产生补偿现象。目前,对植物体内激素的影响研究较多的是细胞分裂素(CTK)。研究表明,水稻潜叶蝇 *Hydrellia griseola* 取食蚕豆、菜豆的叶肉细胞后,在形成虫道附近叶肉细胞具有较强的光合作用,即使在叶片其他部分都已失去光合能力时,这些叶肉细胞仍保持绿色,还具有合成有机物质的功能,该部位叶片中的 CTK 含量比其他正常叶片组织高 20 倍。害虫取食植物地上部分,可减少组织器官对根源 CTK 的竞争,从而干扰激素平衡,使剩余叶片组织中的 CTK 含量相对提高(李跃强和盛承发,1996)。CTK 可以促进 mRNA、蛋白质、蛋白质合成酶的合成,抑制 mRNA、蛋白质和酶的分解,提高光合系统关键酶 1,5-二磷酸核酮糖羧化酶和磷酸丙酮酸羧化酶的活性,还可促进气孔开放,维持细胞膜的完整性。因而,害虫取食为害后未受害部分植物组织的光合作用增强,同化产物增加,表现出超补偿现象,最终使产量维持在原来水平(李跃强和盛承发,2003)。

5.4 休眠分生组织的激活和补偿生长

害虫取食为害能改变植物的生长形状,允许植物补偿部分组织或全部组织。已经证实,因虫害损失部分叶片后植物能表现出补偿再生长的特性,但植株补偿再生长特性的最详细研究是人为去除或伤害植株或花的分生组织后出现了休眠分生组织的激活(Bergelson *et al.*, 1996; Mabry and Waney, 1997)。毫无疑问,在一些植物中,耐虫性机理是激活其休眠分生组织。对于只有一个分生组织的植物如棕榈和龙舌兰而言,如果分生组织受害,植物就完全丧失耐虫特性,但对有多个分生组织的植物来说,问题并不是涉及受害后分生组织的激活,而是植株补偿再生长与其耐虫性的关系(Tiffin, 2000a)。

植物落叶后地上组织的再生长能力通常与其根系生长能力的削弱有关,根系小的植物可能由于对水分、营养的吸收能力有限,因而减少其在水分、营养物质有限环境中的适合度。植物再生长也可能出现适合度风险,这是因为植物受害后分生组织的激活与正在发育的花和果实竞争水分、营养物质和碳水化合物(Mabry and Waney, 1997)。据报道,耐苜蓿叶象甲 *Hypera postica* 的苜蓿品种比感虫品种具有较快的生长速度,耐四点芒蝇 *Atherigona vavia* 的高粱品种在受害后,可通过植株的分蘖来补偿,耐鼎点金刚钻 *Earias vitella* 的棉花品种受害后可产生大量的分枝来补偿(Smith, 1993)。

大量研究表明,水稻分蘖期对稻纵卷叶螟 *Chaphalocrocis medinalis* (胡国文等, 1996)、褐飞虱 (Rubia *et al.*, 1999)、二化螟 *Chilo suppressalis* (刘光杰等, 1998)、三化螟 *Tryporyza incertulas* (Rubia and Heong, 1996) 的为害具有补偿作用,有的甚至表现出超补偿作用。分蘖期的补偿生长是水稻对害虫为害的重要耐虫性机理之一,但把补偿再生长能力作为植物耐虫性机理时必须认真考虑怎样测定其耐虫性。如果根据植物大小或生物量而不是适合度来测量耐虫性,那么有最强补偿再生长能力的植物应该是最强的耐虫性,换句话说,植物补偿再生长能力与其耐虫性成正相关。但是补偿再生长能力并不是植物耐虫性的主要机理,因为害虫为害可能改变植物生物量和适合度之间的关系,即使在未受害植物中,生物量和适合度的相关性也非常好,所以我们用植物生物量作为适合度的指标时应该非常谨慎。同样,把植物生物量、激活休眠分生组织等特性作为耐虫性机理时也必须慎重。

5.5 储存器官的利用

对于主茎粗大和有储存器官的多年生植物来说,储存器官的利用可能是其耐虫性的重要机理之一。利用储存器官的重要性可能取决于害虫为害的方式,例如有大量储存物质的种子在去掉部分子叶后比小种子更加忍受害虫为害。一些研究人员发现,植物在害虫取食为害后体内碳源流动的证据(van der Heyden and Stock, 1996),进化生态学家们也认为储存器官的利用与耐虫性有关,植株根茎比的大小与其受害后再生长能力显著正相关,然而有些研究者没有发现植物储存器官的利用与其耐虫性有关系(Tiffin, 2000a),这是因为储存物质主要以碳水化合物为主,而害虫摄取的可能是含氮物质。一些植物往往在营养器官和生殖器官间出现营养供需差,当营养器官的光合产物超过生殖器官所需,那么营养器官部分受害不会影响产量,如油松针叶遭受松毛虫适度为害后,在材积和营养物质储存方面表现出补偿和超补偿现象(李凯等,1997)。

5.6 物候学的变化

物候学的变化可能也是植物耐虫性机理之一,但很少有人研究虫害对物候学的影响。实践表明,在一些物种中,害虫为害能改变植物的物候学。部分落叶、分生组织的伤害、结痂都会引起植物延缓生长、开花和结果(Juenger and Bergelson, 1997; Mabry and Waney, 1997; Meyer, 1998; Freeman *et al.*, 2003)。害虫为害引起的物候学上基因型差异可能导致植物耐虫性的遗传变化,其原因主要有:1)生长在四季分明的环境中,可能限制了植物的繁殖能力,害虫取食延迟了种子成熟期,延迟时间较短的植物可能耐虫性较强;2)如果害虫取食引起所有植物相同的延迟时间,但这些植物的生长发育时间不同,那么生长发育较快的植物,其耐虫性应该是较强。在这二种情况下,植物耐虫性的表现方式取决于生长季节的长短,在较长的生长季节里,所有植物可能有足够的时间使种子发育成熟而不受害虫为害的影响,确切地讲,植物的耐虫性变化很少。相反,在较短的生长季节里,种子发育成熟的时间延迟可能导致受害植物在种子还没有完全成熟前就枯死,结果植物的适合度显著减低,植物耐虫性变化大,生长发育时间延迟最短的植物具有最强的耐虫特性。物候学延迟与耐虫性有关,这是因为物候学延迟使植物充分暴露在取食花蕾的害虫中或者植物错过了最佳的受粉时间(Pilson, 2000)。

5.7 植物株型结构的变化

上面提到的植物耐虫性机理一般认为是‘主动的’或者是诱导机理。其实,植物耐虫性机理也可能来源于‘被动的’或者在害虫为害时与植株生理学和形态学有关的一些变化,这主要包括植株的冠层、叶形态、根茎比、茎蘖数量和茎的硬度以及茎和果实表面的光合作用比例的变化等。

植株冠层的变化:植物受到害虫取食为害后,植株的冠层结构将会发生变化。植物冠层对光辐射的吸收能力可通过消光系数和叶面积指数反映出来,正常生长的植物都有一个最适叶面积指数,最大的净光合作用速率。对于浓郁的植株冠层,如果去掉下层遮荫的叶片,不但对植物的生长没有损害,甚至还由于减少了这部分多余的消耗型器官,反而对植物生长有利。植物受害后主要通过减少消光系数,减少呼吸,增强剩余叶片的光合作用能力而进行补偿生长(原保忠等,1997, 1998)。

叶形态的变化:植物受害后,由于细胞分裂加快及细胞体积变大使新生叶片叶面积增大。营养生长阶段植物部分叶片受害后,若水分和营养充足,则可使剩余叶片的比叶重(单位面积干重)增大,从而减少消光系数,增强对光的吸收,提高了光合作用强度。而模拟实验表明,植物在生殖生长阶段如果受害,其比叶重反而减少,叶片变薄(Trumble *et al.*, 1993)。

根茎比的变化:在害虫为害时植株的根茎比大小可能与其耐虫性能力有关,根茎比大的植物,其耐虫性也强,这是因为根茎比大的植物能更好地吸收再生长和产生种子所需的营养物质(Tiffin, 2000a)。

茎蘖数的变化:许多植物受害到产量形成往往间隔一段时间,这使得耐虫品种能充分表现出补偿为害的能力。如水稻植株受二化螟(刘光杰等, 1998)、三化螟(Rubia and Heong, 1996)和褐飞虱(Rubia *et al.*, 1999)等害虫为害后,通过产生分蘖表现出它的补偿能力。

6 影响植物耐虫性表达的因子

影响植物耐虫性的因子很多,包括非生物因子和生物因子。

6.1 非生物因子

影响植物耐虫性表达的非生物因子主要有环境温度、CO₂浓度、土壤营养水平和农用化学物质等。

环境条件的变化直接影响植物耐虫性的表达,

如高粱品种 KS30 耐麦二叉蚜 *Schizaphis graminum* 为害性状的表达在室温 (25℃) 下表现明显, 在低于室温的温度下 (5℃) 下表现较弱; 而大麦、黑麦和燕麦对麦二叉蚜为害的耐性则在室温下表现较弱, 在低于室温的温度下表达更强 (Smith, 1993)。说明相同植物在不同温度下对同一种害虫的耐害性差异大, 其主要原因是由于温度的变化引起同化产物的分配和再分配以及气孔关闭对气体交换和光合作用能力的影响不同所致。大气中 CO₂ 浓度的增加改变了植物的生理过程, 可能引起植物补偿反应的变化。Bazzaz (1990) 综述了 CO₂ 浓度升高带来的一系列效应, 可以增强植物对虫害的补偿能力。生长在高 CO₂ 含量大气中的植物, 一般具有较大的叶面积指数, 对害虫的为害有较强耐受性。在目前 CO₂ 含量的大气中, C₄ 植物对碳素的利用已近饱和点, 因此可以推测, 随着 CO₂ 浓度的升高, C₃ 植物比 C₄ 植物具有较强的耐虫性和补偿能力。但陈法军等 (2004) 通过研究生长在高 CO₂ 浓度中的小麦对棉铃虫生长发育、繁殖以及营养效应的影响结果发现, 随着棉铃虫的取食量增加, 小麦的营养成分发生变化, 并推测, 未来高 CO₂ 浓度的大气环境会降低小麦对棉铃虫的耐害性。

植物耐虫性的表达还受土壤营养水平的影响。土壤中的营养成分如氮、磷、钾和一些微量元素的多寡不但影响到植株耐虫性的表达, 而且其影响力度大于温度 (Velusamy *et al.*, 1987)。人们也发现有些植物中营养物质的可利用性与植物的耐虫性成负相关, 尤其是营养水平很高的时候 (Altieri and Nicholls, 2003)。土壤含氮量提高, 植物营养生长增加, 从而向害虫提供更多营养物质, 因此, 增施过量氮肥的作物更易遭受虫害。吕仲贤等 (2004) 报道, 高氮肥施用量下, 稻株的相对含水量和叶鞘伤流液总量显著低于低氮肥施用量稻株, 这可能是高氮肥条件下稻株对褐飞虱耐害性减弱的主要原因。增施磷、钾肥的作用与增施氮肥恰好相反, 含钾水平高的高粱幼苗能增强对麦二叉蚜的耐虫性, 增施磷肥提高苜蓿对苜蓿彩斑蚜 *Therioaphis maculata* 和珍珠粟对草地夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 的耐虫性 (Smith, 1993)。偏施氮肥的水稻比未施氮肥或同时施用氮、磷、钾三种肥料的水稻受二化螟幼虫的为害更重, 降低了稻株对二化螟 *Chilo suppressalis* 的耐害性 (Mahadev *et al.*, 1995; Alinia *et al.*, 2000)。

植物耐虫性的表达水平还受杀菌剂、除草剂和

植物生长调节剂等农用化学物质的影响, 如施用神锄和井冈霉素导致水稻品种对褐飞虱为害的耐性下降 (Wu *et al.*, 2001); 棉花蕾期受朱砂叶螨为害后, 适量施用缩节胺可提高受害植株的耐害补偿能力, 减少产量损失。其耐害补偿效应主要表现在棉株生长速率加快, 缓解受害棉株株高、果枝数、结铃数受到的不良影响 (柏立新等, 1997)。

6.2 生物因子

影响植物耐虫性的生物因子主要有植物生长期、害虫分布型和取食方式、植物共生生物。

植物在不同生长时期, 对害虫的耐害性水平不同, 随着植物的生长, 它对害虫的耐虫性也明显提高, 如水稻在成株期对白背飞虱 *Sogatella furcifera* 的耐虫性比苗期强 (俞晓平等, 1990), 水稻在孕穗期对褐飞虱的耐害性比灌浆初期强 (张建明等, 1995), 水稻分蘖期对稻瘿蚊 *Pachydictya oryzae* 为害的耐虫性比秧苗期强 (李茂胜等, 2000)。

在农田中, 害虫的分布型影响到植物对虫害的补偿作用。如果植物受害轻, 植物冠层将很快得以恢复; 如果植物大面积受害, 邻近植物就难以补偿填充其空间。在较小植物群体中, 聚集分布型害虫为害对植物造成的损失大于随机分布型和均匀分布型害虫 (原保忠等, 1997)。害虫的取食方式也影响着植物的耐性和补偿作用, 而害虫取食诱导的植物冠层和植物生理的变化反过来又影响害虫种群, 继而改变害虫的取食部位、害虫种群发展和植物受害程度等。据报道, 棉花植株去芽后分枝增加 (Sadras and Fitt, 1996), 而在刺吸韧皮部的蚜虫为害后棉花植株减少腋枝 (Rosenheim *et al.*, 1997), 在这二种情况下棉株均表现出等量补偿。通过人工摘铃方式模拟第二代棉铃虫为害试验结果表明, 每株棉花摘除 8 个早蕾后, 最终成铃数增加, 棉花植株内可溶性糖和淀粉含量上升, 棉株表现出超补偿作用能力 (李跃强等, 2003)。在棉花盛蕾期, 模拟田间害虫的食叶为害程度结果显示, 去叶 50% 处理可使棉花成铃数明显增加, 单株棉花的冠叶面积增加, 产生超补偿现象, 并发现保护酶活性发生变化是棉花发生超补偿的前奏 (李跃强等, 2004)。

植物共生生物对植物耐虫性也有影响, 但研究很少。据报道, 传粉昆虫、植物内生真菌、菌根真菌均影响到植物的耐虫性 (Juenger and Bergelson, 1997; Strauss and Murch, 2004; Kula *et al.*, 2005)。在 *Ipomopsis aggregata* 植物中, 限制传粉昆虫则减少对虫害的耐受性 (Juenger and Bergelson, 1997), 增加传

粉昆虫的活动或人为传粉有利于减少受害植物的损失,提高植物对害虫的耐虫性 (Strauss and Murch, 2004)。植物内生真菌感染影响植物再生长的能力,而且这种影响方向(正向或负向)取决于植物的基因型 (Belesky and Fedders, 1996 ; Kula *et al.* , 2005)。

7 植物耐虫性在害虫综合治理中的应用

害虫综合治理 (IPM) 的基本思想是以生态学原理为基础,把害虫作为其所在生态系统中的一个分量来研究和调控;提倡多战术的战略,强调各种战术的有机协调,尤其强调最大限度地利用自然调控因素,尽量少用化学农药;提倡与害虫协调共存,强调对害虫数量进行调控,不盲目追求根绝害虫(但不反对根治害虫);防治措施的决策应全盘考虑经济效益、社会效益和生态效益 (刘树生, 2000)。

抗虫品种的应用已成为害虫综合治理的基础,是害虫综合治理的一个重要环节。在害虫综合治理

系统中应用耐虫品种至少具有以下二个方面优点:首先耐虫品种不会对害虫种群产生选择压力,因而可大大减少害虫新生物型产生的机会 (Panda and Khush, 1995),其次,耐虫品种没有象抗性或忌避性品种中的植物形态(如植株体毛、蜡质、组织厚度)和化学因子(如生物碱、类黄酮、萜内酯和酚类化合物等拒食剂以及忌避性植物释放出的挥发性碳氢化合物等)那样对有益昆虫产生不利影响。相反,耐虫品种还能提高生物防治因子在作物保护系统中的作用,这是因为种植耐虫品种后,1)可以发挥耐虫品种自身的这种耐害性和补偿再生长能力;2)保证天敌有一定数量的食料条件,有利于建立起稳定的群落和保持数量上对害虫的优势,在耐虫品种和天敌的共同作用下,害虫种群数量受到双重限制因子的制约 (Smith, 1993);3)提高害虫为害的经济阈值水平 (图 2) (Panda and Khush, 1995)。因此,应用耐虫品种可以减少化学防治的次数,同时增强天敌的控害作用。

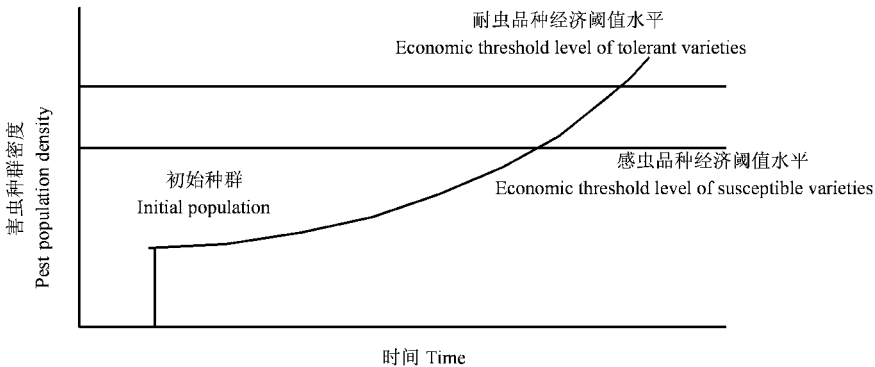


图 2 耐虫品种对害虫种群密度及其为害经济阈值水平的影响 (Panda and Khush, 1995)

Fig. 2 Effects of tolerant varieties on the population density of insect pests and damage economic threshold levels (Panda and Khush, 1995)

耐虫品种不仅能够减少害虫致害性发生改变的可能性,而且延缓了品种抗性退化的速率,这在老品种的抗性丧失和新抗性品种的释放之间‘赢得时间’ (Panda and Khush, 1995)。由于耐虫品种对害虫为害具有补偿效应,能够忍受比感虫品种更多的虫量,而产量损失较少,所以在制定耐虫品种的经济阈值时要考虑到植物本身的耐虫特性(即生长补偿作用),放宽植物对害虫为害的经济阈值,提高害虫在植株上的虫口密度,从而减少化学农药的防治次数,减轻对环境的污染。因此,耐虫品种在 IPM 系统中具有广阔的应用前景。然而,耐虫品种不像抗性品种那样对害虫生物学产生负的影响,也不像忌避性品种那样有驱赶或忌避害虫取食和产卵的作用,

害虫在其上仍能继续取食为害,不能有效地减少害虫种群。当前,我国的抗虫育种工作应在选育高抗性品种的同时,还要积极开发和利用耐虫性好又高产的良种,以发挥耐虫品种既不诱发害虫新生物型的产生,又能有效地减低害虫为害的特性,这对害虫的可持续治理和保持品种抗性的稳定有着重要的现实意义。

参 考 文 献 (References)

Agrawal AA, 2000. Overcompensation of plants in response to herbivory and the by-product benefits of mutualism. *Trends in Plant Sci.*, 5(7) :309 – 313.

Alinia F, Ghareyazie B, Rubia L, Bennett J, Cohen MB, 2000. Effect of plant age, larval age, and fertilizer treatments on resistance of a

- Cry1Ab-transformed aromatic rice to lepidopterous stem borers and foliage feeders. *J. Econ. Entomol.*, 93 (2): 484–493.
- Altieri MA, Nicholls CI, 2003. Soil fertility magement and insect pests: harmonizing soil and plant health in agroecosystems. *Soil and Tillage Research*, 72(2): 203–211.
- Bai LX, Sun HW, Shu CN, Sun YE, Zhu YY, Xu WH, 1997. Preliminary studies on tolerance-compensation ability of the cotton plants injured by spider mite (*Tetranychus cinnabarinus* Boisduval) with DPC. *Jiangsu J. Agric. Sci.*, 13(3): 162–166. [柏立新, 孙洪武, 束春娥, 孙以文, 朱月英, 徐文华, 1997. DPC 对朱砂叶螨为害棉株的耐害补偿能力研究. *江苏农业学报*, 13(3): 162–166]
- Bazzaz FA, 1990. The response of natural ecosystems to the rising global CO₂ levels. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 21: 167–196.
- Belesky DP, Fedders JM, 1996. Does endophyte influence regrowth of tall fescue? *Ann. Bot.*, 78: 499–505.
- Bergelson J, Juenger JH, Crawley MJ, 1996. Regrowth following herbivory in *Ipomopsis aggregata*-compensation but not overcompensation. *Am. Nat.*, 148: 744–755.
- Chapin III FS, 1991. Integrated response of plants to stress. *Bioscience*, 41 (1): 29–36.
- Chen FJ, Wu G, Ge F, 2004. Growth, development and reproduction of the bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hübner) reared on milky grains of wheat grown in elevated CO₂ concentration. *Acta Entomol. Sinica*, 47 (6): 774–779. [陈法军, 吴刚, 戈峰, 2004. 在高 CO₂ 浓度下生长的小麦对棉铃虫生长发育和繁殖的影响. *昆虫学报*, 47(6): 774–779]
- Chen JM, Yu XP, Ge XC, Lu ZX, Cheng JA, Yan HL, Liu GJ, Zheng XS, Tao LY, Kong LJ, 2000. Some physiological changes of rice plants infested by the whitebacked planthopper, *Sogatella furcifera*. *Chinese J. Rice Sci.*, 14(1): 43–47. [陈建明, 俞晓平, 葛秀春, 吕仲贤, 程家安, 颜红岚, 刘光杰, 郑许松, 陶林勇, 孔令军, 2000. 水稻植株防御白背飞虱为害的某些生理反应. *中国水稻科学*, 14(1): 43–47]
- Chen JM, Yu XP, Cheng JA, Lu ZX, Zheng XS, Xu HX, 2003a. Evaluation for tolerance and compensation of rice varieties to infesting of brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Chinese J. Rice Sci.*, 17(3): 265–269. [陈建明, 俞晓平, 程家安, 吕仲贤, 郑许松, 徐红星, 2003a. 不同水稻品种对褐飞虱为害的耐性和补偿作用评价. *中国水稻科学*, 17(3): 265–269]
- Chen JM, Yu XP, Lu ZX, Zheng XS, Xu HX, Cheng JA, Liu GJ, 2003b. Tolerance of rice varieties to whitebacked planthopper, *Sogatella furcifera* and variation of nutrient components in rice plants. *Chinese J. Appl. Ecol.*, 14(12): 2 246–2 250. [陈建明, 俞晓平, 吕仲贤, 郑许松, 徐红星, 程家安, 刘光杰, 2003b. 水稻品种对白背飞虱的耐虫性反应及稻株营养成分的变化. *应用生态学报*, 14 (12): 2 246–2 250]
- Chen JM, Yu XP, Chen JW, Lu ZX, Cheng JA, Tao LY, Zheng XS, Xu HX, 2003c. Relationship between photosynthesis changes in leaves of rice plants infested by whitebacked planthopper, *Sogatella furcifera* Horvath, and its resistance. *Acta Agri. Nucl. Sinica*, 17(6): 423–426. [陈建明, 俞晓平, 陈俊伟, 吕仲贤, 程家安, 陶林勇, 郑许松, 徐红星, 2003c. 水稻植株光合作用能力的变化与其抗白背飞虱的关系. *核农学报*, 17(6): 423–426]
- Cheng ZF, Zhu MQ, 1999. Study on compensation of rice varieties to striped stem borer, *Chilo supressalis* Walter. *J. Zhejiang Agri. Sci.*, (2): 90–92. [程忠方, 朱明泉, 1999. 水稻对二化螟害补偿作用的研究. *浙江农业科学*, (2): 90–92]
- Cohen MB, Alam SN, Medina EB, Bernal CC, 1997. Brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål), resistance in rice cultivar IR64: mechanism and role in successful *N. lugens* management in Central Luzon, Philippines. *Entomol. Exp. Appl.*, 85: 221–229.
- Feng CY, He GZ, 1995. Compensatory ability of cotton plant to mirid bug damage. *Entomol. Knowl.*, 32(4): 210–214. [冯成玉, 何桂忠, 1995. 棉花蕾期对盲蝽危害的补偿能力. *昆虫知识*, 32(4): 210–214]
- Fornoni J, Nunez-Farfan J, 2003. Evolutionary ecology of tolerance to herbivory: advances and perspectives. *Comments on Theoretical Biology*, 8: 643–663.
- Freeman RS, Brody AK, Neefus CD, 2003. Flowering phenology and compensation for herbivory in *Ipomopsis aggregata*. *Oecologia*, 136 (3): 394–401.
- Frei A, Bueno JM, Diaz-Montano J, Gu HN, Cardona C, Dorn S, 2004. Tolerance as a mechanism of resistance to *Thrips palmi* in common beans. *Annu. Rev. Entomol.*, 112: 73–80.
- Hu GW, Guo YJ, Li SS, 1993. Research on Rice Leaf-folder Management in China. Beijing: Chinese Agricultural Scientific Technical Publishers. 18–94. [胡国文, 郭玉杰, 李绍石, 1993. 中国稻纵卷叶螟的治理. 北京: 中国农业科技出版社. 18–94]
- Juenger T, Bergelson J, 1997. Pollen and resource limitation of compensation to herbivory in scarlet gilia, *Ipomopsis aggregata*. *Ecology*, 78: 1 684–1 695.
- Juenger T, Bergelson J, 2000. The evolution of compensation to herbivory in scarlet gilia, *Ipomopsis aggregata*: Herbivore-imposed natural selection and the quantitative genetics of tolerance. *Evolution*, 54(3): 764–777.
- Kral G, Oerke EC, Zebitz CPW, 1993. Tolerance of barley towards the pests and diseases *Rhopalosiphum padi* and *Erysiphe graminis* f. sp. *hordei*. *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie*, 8(4–6): 899–902 (English Abstract).
- Kula AAR, Hartnett DC, Wilson GWT, 2005. Effects of mycorrhizal symbiosis on tallgrass prairie plant-herbivore interactions. *Ecology Letters*, 8(1): 61–68.
- Lefko SA, Pedigo LP, Rice ME, 2000. Symptoms and growth of potato leafhopper-tolerant alfalfa in response to potato leafhopper feeding. *Agro. J.*, 92(4): 721–725.
- Li K, Li ZY, Xu ZC, Yang HL, Zhao HR, 1997. A study on several factors of photosynthesis of Chinese pine damaged by pine caterpillar. *J. Beijing Fores. Uni.*, 19(1): 58–62. [李凯, 李镇宇, 许志春, 杨辉来, 邵海荣, 1997. 松毛虫危害对油松光合作用几个因子的影响. *北京林业大学学报*, 19(1): 58–62]
- Li MS, Li QL, Yan SP, 2000. The compensative ability and economic threshold of rice harmed by rice gall midge. *Entomol. J. East China*, 19(1): 89–95. [李茂胜, 李起林, 严叔平, 2000. 水稻对稻瘿蚊为害补偿力与经济阈值研究. *华东昆虫学报*, 19(1): 89–95]

- Li YQ, Sheng CF, 1996. Plant overcompensation responses. *Plant Physiol. Communications*, 32(6): 457–464. [李跃强, 盛承发, 1996. 植物的超越补偿反应. *植物生理学通讯*, 32(6): 457–464]
- Li YQ, Xuan WJ, Wang HT, Sheng CF, 2003. Physiological mechanism of over-compensation of cotton plants for simulated bollworm infestation on early squares. *Acta Entomol. Sinica*, 46(3): 267–271. [李跃强, 宣继健, 王红托, 盛承发, 2003. 棉花对棉铃虫为害超补偿作用的生理机制. *昆虫学报*, 46(3): 267–271]
- Li YQ, Sheng CF, 2004. Changes in the protective enzyme activities of cotton plants under overcompensation for leaf removal. *Acta Entomol. Sinica*, 47(6): 780–786. [李跃强, 盛承发, 2004. 叶型超补偿下棉花叶中保护酶活性的变化. *昆虫学报*, 47(6): 780–786]
- Liang XS, Li DX, Zhang LX, He JY, 2004. Overcompensation of *Castanea millissima*. *Forestry Pest and Disease*, (4): 18–20. [梁修山, 李多祥, 章立新, 何进义, 2004. 板栗超补偿力的研究. *森林病虫害*, (4): 18–20]
- Liu GJ, Huang HP, Xie XF, Gui LQ, Fang WR, 1998. Study on the mechanisms of the resistance in early-season rice varieties to the striped stemborer, *Chilo suppressalis*, and its biochemical basis. *J. Southwest Agri. Uni.*, 20(5): 512–515. [刘光杰, 黄和平, 谢秀芳, 桂丽琴, 方蔚然, 1998. 早稻品种对二化螟的抗性及其生化基础研究. *西南农业大学学报*, 20(5): 512–515]
- Liu GJ, Zheng YC, Gui LQ, 1999. On the screening methods for resistance to rice planthoppers (Homoptera: Delphacidae) in some Chinese rice varieties. *Acta Agri. Zhejiangensis*, 11(6): 306–310. [刘光杰, 郑宜才, 桂丽琴, 1999. 水稻品种抗褐飞虱鉴定方法的比较研究. *浙江农业学报*, 11(6): 306–310]
- Liu SS, 2000. Opportunity, challenge and strategy of integrated pest management in 21st century. *Plant Protection*, 26(4): 35–38. [刘树生, 2000. 害虫综合治理面临的机遇、挑战和对策. *植物保护*, 26(4): 35–38]
- LU ZX, Villareal S, Yu XP, Heong KL, Hu C, 2004. Effect of nitrogen on water content, sap flow of rice plants in association with tolerance to brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Chinese J. Rice Sci.*, 18(2): 161–166. [吕仲贤, Sylvia VILLAREAL, 俞晓平, HEONG Konglun, 胡萃, 2004. 氮肥对稻株含水量和伤流液的影响及其与对褐飞虱为害耐性的关系. *中国水稻科学*, 18(2): 161–166]
- Mabry CM, Wayne PW, 1997. Defoliation of the annual herb *Abutilon theophrasti*: mechanisms underlying reproductive compensation. *Oecologia*, 111: 225–232.
- Mahadev P, Das M, Ghosh MR, Mukherjee N, Pramanick M, 1995. Effect of fertilizer treatments on growth, productivity, insect-pest and disease incidences on rice. *Madras Agri. J.*, 82(9–10): 525–527.
- Meyer GA, 1998. Interactive effects of soil fertility and herbivory on *Brassica nigra*. *Oikos*, 88: 433–441.
- N'guessan FK, Quisenberry SS, Thompson RA, Linscombe SD, 1994. Assessment of Louisiana rice breeding lines for tolerance to the rice water weevil (Coleoptera: Curculionidae). *J. Econ. Entomol.*, 87(2): 476–481.
- Panda N, Heinrichs EA, 1983. Levels of tolerance and antibiosis in rice varieties having moderate resistance to the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål) (Homoptera: Delphacidae). *Environ. Entomol.*, 12: 204–214.
- Panda N, Khush GS, 1995. Host Plant Resistance to Insects. CAB International, Wallingford, Oxon OX10 8DE, UK. 151–294.
- Panouille A, Anglade P, Boyat A, Gouesnard B, Vible JC, Dupin M, 1998. Assessment of 10 years of maize pedigree breeding for European corn borer tolerance and high-yielding combining ability. *Agronomie*, 18(4): 299–308.
- Papp M, Mesterhazy A, 1993. Resistance to bird cherry-oat aphid (*Rhopalosiphum padi* L.) in winter wheat varieties. *Euphytica*, 67(1–2): 49–57.
- Pilson D, 2000. Herbivory and natural selection on flowering phenology in wild sunflower, *Helianthus annuus*. *Oecologia*, 122: 72–82.
- Prasad GSV, Sastry MVS, Srinivasan TE, Kalode MB, 1984. Inheritance of tolerance to rice stem-borer, *Scirpophaga (Tryporyza) incertulas* (Walker), and its association with plant habit and maturity period. *Indian J. Agri. Sci.*, 54(5): 352–355.
- Rao VLVP, 1993. Cytoplasmic inheritance of tolerance to insect pests in rice. *Current Science*, 64(5): 280.
- Rosenheim JA, Wilhoit LR, Goodell PB, Grafton-Cardwell EE, Leigh TF, 1997. Plant compensation, natural biological control, and herbivory by *aphis gossypii* on pre-reproductive cotton: the anatomy of a non-pest. *Entomol. Exp. Appl.*, 85: 45–63.
- Rubia EG, Heong KL, 1996. Mechanisms of compensation of rice plants to yellow stem borer, *Scirpophaga incertulas* Walker injury. *Crop Prot.*, 15: 335–340.
- Rubia Sanchez E, Suzuki Y, Miyamoto K, Watanabe T, 1999. The potential for compensation of the effects of the brown planthopper *Nilaparvata lugens* (Stål) (Homoptera: Delphacidae) feeding on rice. *Crop Prot.*, 18(1): 39–45.
- Sadras VO, Fitt GP, 1997. Apical dominance-variability among cotton genotypes and its association with resistance to insect herbivory. *Environ. Exp. Bot.*, 38: 145–153.
- Sheng CF, 1990. Growth tediousness as an explanation of over-compensation of crops for insect feeding. *J. Appl. Ecol.*, 1(1): 26–30. [盛承发, 1990. 生长的冗长——作物对于虫害超越补偿作用的一种解释. *应用生态学报*, 1(1): 26–30]
- Simmons A, Johnston M, 1999. The cost of compensation. *Am. Nat.*, 153: 683–687.
- Simms EL, 2000. Defining tolerance as a norm of reaction. *Evol. Ecol.*, 14: 563–570.
- Simms EL, Triplett J, 1994. Costs and benefits of plant response to disease: resistance and tolerance. *Evaluation*, 48: 1973–1985.
- Singh BU, Kripa S, Shankar K, 2000. Screening of sorghum genotypes for their reaction to stem borer and shoot fly. *Indian J. Entomol.*, 62(1): 34–36.
- Smith CM (Translated by Feng MG), 1993. A Fundamental Approach for Plant Resistance to Insects. Beijing: China Agriculture Science and Technology Press. 69–79. [Smith CM (冯明光译), 1993. 植物抗虫性的研究与应用. 北京: 中国农业科技出版社. 69–79]
- Stout MJ, Rice WC, Ring DR, 2002. The influence of plant age on tolerance of rice to injury by the rice water weevil, *Lissorhoptrus oryzophilus* (Coleoptera: Curculionidae). *Bull. Entomol. Res.*, 92(2): 177–

- 184.
- Stowe KA, Marquis RJ, Hochwender CG, Simms EL, 2000. The evolutionary ecology of tolerance to consumer damage. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 31 : 565 – 595.
- Strauss SY, Agrawal AA, 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecol. Evol.*, 14(5) : 179 – 185.
- Strauss SY, Murch P, 2004. Towards an understanding of the mechanisms of tolerance : compensating for herbivore damage by enhancing a mutualism. *Ecol. Entomol.*, 29(2) : 234 – 239.
- Term Examined and Approved Committee of National Science and Technology, 2001. Chinese Terms in Entomology (2000). Beijing : Science Press. 68. [全国科学技术名词审定委员会, 2001. 昆虫学名词(2000). 北京 : 科学出版社. 68]
- Thompson VP, Cunningham SA, Ball MC, Nicotra AB, 2003. Compensation for herbivory by *Cucumis sativus* through increased photosynthetic capacity and efficiency. *Oecologia*, 134 : 167 – 175.
- Tiffin P, 2000a. Mechanisms of tolerance to herbivore damage : what do we know? *Evol. Ecol.*, 14 : 523 – 536.
- Tiffin P, 2000b. Are tolerance, avoidance, and antibiosis evolutionarily and ecologically equivalent responses of plants to herbivory? *Am. Nat.*, 155 : 128 – 138.
- Trumble JT, Kolodny-Hirsch DM, Ting IP, 1993. Plant compensation for arthropod herbivore. *Ann. Rev. Entomol.*, 38 : 93 – 119.
- Tyoti JL, Shelton AM, Earle ED, 2001. Identifying sources and mechanisms of resistance in Crucifers for control of cabbage maggot (Diptera : Anthomyiidae). *J. Econ. Entomol.*, 94(4) : 942 – 949.
- van der Heyden F, Stock WD, 1996. Regrowth of a semiarid shrub following simulated browsing : the role of reserve carbon. *Funct. Ecol.*, 10 : 647 – 653.
- Velusamy R, Heinrichs EA, Khush GS, 1987. Genetics of field resistance of rice to brown planthopper. *Crop Sci.*, 27 : 199 – 200.
- Wang JP, Jia YH, Li FL, He CX, Wang LZ, Tao YM, 1998. A study on the reaction of *Liriomyza huidobrensis* to different horsebean varieties. *Plant Protection Technology and Extension*, 18(6) : 30 – 32. [王继萍, 贾叶花, 李凤龙, 何成兴, 王履浙, 陶耀明, 1998. 蚕豆不同品种对南美斑潜蝇为害行为的试验研究. 植保技术与推广, 18(6) : 30 – 32]
- Webster JA, Porter DR, 2000. Plant resistance components of two greenbug (Homoptera : Aphididae) resistant wheats. *J. Econ. Entomol.*, 93(3) : 1 000 – 1 004.
- Wu JC, Xu JX, Yuan SZ, Liu JL, Jiang YH, Xu JF, 2001. Pesticide-induced susceptibility of rice to brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Homoptera : Delphacidae). *Entomol. Exp. Appl.*, 100 : 119 – 126.
- Yu XP, Wu GR, Hu C, 1990. Studies on the tolerance and antibiosis nature of rice varieties to whitebacked planthopper. *Acta Phytophyl. Sinica*, 17(4) : 327 – 330. [俞晓平, 巫国瑞, 胡萃, 1990. 水稻品种对白背飞虱耐性和抗生性的研究. 植物保护学报, 17(4) : 327 – 330]
- Yu XP, Wu GR, Hu C, 1993. Study on plant tolerance. *Entomol. Knowl.*, 30(2) : 121 – 123. [俞晓平, 巫国瑞, 胡萃, 1993. 作物耐虫性研究概况. 昆虫知识, 30(2) : 121 – 123]
- Yuan BZ, Wang J, Zhao SL, 1997. Plant compensation for animal herbivory-factors affecting plant compensation. *Chinese J. Ecol.*, 16(6) : 41 – 45. [原保忠, 王静, 赵松岭, 1997. 植物受动物采食后的补偿作用——影响补偿作用的因素. 生态学杂志, 16(6) : 41 – 45]
- Yuan BZ, Wang J, Zhao SL, 1998. Study on plant compensative mechanisms. *J. Ecol.*, 17(5) : 45 – 49. [原宝忠, 王静, 赵松岭, 1998. 植物补偿作用机制探讨. 生态学杂志, 17(5) : 45 – 49]
- Zhang JM, Jiang XH, Zhang Z, Zhang XL, 1995. Effect of *Nilaparvata lugens* (Stål) infection on rice yield components in different rice growth stages of Wuyu gen-2. *Entomol. Knowl.*, 32(1) : 3 – 5. [张建明, 蒋学辉, 张治, 张夕林, 1995. 褐稻虱在武育梗 2 号上不同生育期危害对水稻产量结构的影响. 昆虫知识, 32(1) : 3 – 5]
- Zhao LM, Du XL, Jia H, Wang AL, Hou SY, Gao J, 1997. Effect of *Cephus fumipennis* Eversmann on grain weight of different spring wheat varieties. *Plant Prot.*, 23(6) : 5 – 16. [赵利敏, 杜晓莉, 贾豪, 王爱玲, 侯生英, 高金, 1997. 灰翅麦茎蜂对不同品种春小麦穗粒重的影响. 植物保护, 23(6) : 5 – 16]
- Zhang RZ, Liu ML, Geng SG, Mamuti MM, Wei G, 1999. Tolerance and yield loss rates of wheat varieties to Russian wheat aphid, *Duripaphis noxia* M. *Acta Entomol. Sinica*, 42(Suppl.) : 120 – 124. [张润志, 刘晏良, 耿守光, 买买提江·麻木提, 卫国, 1999. 麦类品种对麦双尾蚜的耐害性及产量损失率. 昆虫学报, 42(增) : 120 – 124]

(责任编辑 : 袁德成)